1896
Lane Medical Library

Über

# den Axialstrom des Nerven

## und seine Beziehung zum Neuron.

---

**Inaugural-Dissertation**

zur

**Erlangung der Doctorwürde in der Medizin und Chirurgie,**

welche

mit Genehmigung der hohen medicinischen Fakultät

der

**vereinigten Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg**

zugleich mit den Thesen

**Sonnabend, den 28. März 1896, Mittags 12½ Uhr**

öffentlich verteidigen wird

**Ludwig Hellwig**

aus Berlin.

---

Referent: Herr Prof. Dr. **Bernstein.**

Opponenten:
Herr cand. med. **Rottig.**
Herr cand. med. **Scharfe.**

**Halle a. S.**
Hofbuchdruckerei von C. A. Kaemmerer & Co.
1896.

Imprimatur

Prof. Dr. **v. Hippel**

h. t. Decanus

Seinen lieben Eltern

in Dankbarkeit

gewidmet.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA40153703_0333

Dass nicht nur zwischen Querschnitt und Längsschnitt sowie unsymmetrischen Längsschnittspunkten, sondern auch zwischen den beiden Querschnitten eines frischen Nerven ein elektrischer Spannungsunterschied besteht, bemerkte zuerst du Bois-Reymond.

Er fand am N. ischiadicus des Frosches einen absteigenden[1]) und später an den elektrischen Nerven des Zitterrochens einen aufsteigenden Strom[2]).

Auf seine Anregung hin unternahm darauf Mendelssohn eingehende Versuche über den „axialen Nervenstrom[3])".

Mendelssohn fand bei allen untersuchten rein centripetalleitenden Nerven (hinteren Rückenmarkswurzeln von Frosch und Kaninchen, N opticus und N. olfactorius von Hecht und Karpfen) einen absteigenden Axialstrom.

Von den untersuchten rein centrifugalleitenden Nerven ergaben Muskeläste vom Oberschenkelteil des N. ischiadicus vom Kaninchen stets aufsteigenden Strom; bei den vorderen Rückenmarkswurzeln von Frosch und Kaninchen fand sich in der Mehrzahl der Fälle ebenfalls aufsteigender Strom, in den übrigen Fällen absteigender Strom.

---

1) Gesammelte Abhandlungen zur Muskel- und Nervenphysik. Bd. II, S. 196.

2) Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1884, Bd. II, S. 230ff.

3) du Bois-Reymonds Archiv für Physiologie 1885, S. 381ff.

Endlich an dem funktionell gemischten N. ischiadicus von Frosch und Kaninchen war in $^3/_5$ der Fälle ein absteigender, sonst aufsteigender Strom zu beobachten.

Mendelssohn fasste seine Ergebnisse in der Regel zusammen, dass „im grossen und ganzen die Nerven einen der Richtung ihrer physiologischen Wirksamkeit entgegengesetzten axialen Strom zeigen.“

Er hatte selbst einige Punkte als weiterer Untersuchungen bedürftig bezeichnet. Ausser diesen von ihm aufgeworfenen Fragen drängten sich einige weitere auf, deren Aufklärung erwünscht war. So beschloss ich denn auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Prof. Dr. Bernstein, die Untersuchungen über den axialen Nervenstrom fortzuführen.

Folgende Punkte wurden dabei ins Auge gefasst:

1) Zunächst erweckt das Schwanken der Ergebnisse an den vorderen Rückenmarkswurzeln und am N. ischiadicus den Wunsch, etwaige Gründe dafür zu finden oder wenigstens gewisse Gesetze darin aufzudecken.

Die Unbeständigkeit der Stromesrichtung in den vorderen Wurzeln sucht Mendelssohn durch den Hinweis auf die „rückläufige Empfindlichkeit“ derselben zu erklären. Da nach seiner Regel in motorischen Fasern der Axialstrom aufaufsteigend, in sensibeln absteigend ist, so meint er, dass die beigemischten sensibeln Fasern durch ihren absteigenden Strom den aufsteigenden der vorderen Wurzeln schwächen oder bisweilen selbst umkehren. So erklärt es sich nach seiner Meinung, dass in den Fällen, wo aufsteigender Strom in den vorderen Wurzeln beobachtet wird, dieser eine geringere Stärke hat als der absteigende der gleich dicken hinteren Wurzeln, und dass in einigen Fällen sogar absteigender Strom auftritt. Dieser Erklärungsversuch erscheint mir schon aus dem einfachen Grunde verfehlt, weil die in den vorderen Wurzeln enthaltenen sensibeln Fasern doch eben „rückläufig“, mithin ebenso wie die anliegenden motorischen centrifugal leiten. Somit mussten gerade nach

Mendelssohns Regel die Axialströme gleiche Richtung haben, könnten also nicht in Wettstreit mit einander treten.

In bezug auf den N. ischiadicus bemerkte Mendelssohn folgendes:

„Verschiedene Abschnitte desselben N. ischiadicus scheinen verschiedene Richtungen des Axialstromes darzubieten. Inwiefern dies aber einen Bezug auf das Verhältnis der Zahl der motorischen Fasern zu den sensibeln in den verschiedenen Abschnitten habe, muss noch näher untersucht werden."

Ferner sei noch zu untersuchen „die Frage, inwiefern die verschiedene Richtung des Axialstromes in den verschiedenen Abschnitten desselben Ischiadicus bezug hat auf die von mehreren Forschern angegebene ungleiche Erregbarkeit dieser Abschnitte."

2) Ferner erhebt sich die Frage, welchen Einfluss die Länge des untersuchten Nerven auf die Stärke des Axialstromes hat.

3) Auch ist es von Interesse, ob der Axialstrom auch die negative Schwankung bei Erregung des Nerven zeigt.

4) Weiterhin fragt es sich, wie lange nach Herausschneiden des Nerven der Axialstrom noch zu beobachten ist, und ferner, wie er sich bei Anfrischung der Querschnitte verhält, d. h. es gilt, diejenigen Engelmannschen Versuche[1]), die das „Manifestmachen" eines „latent" gewordenen Längsquerschnittstromes mittelst Anfrischung des Querschnittes betrafen, in bezug auf den Axialstrom zu wiederholen. Für die Anfrischung der Querschnitte ergeben sich für den Axialstrom zwei Möglichkeiten: Die Anfrischung beider Querschnitte und die einseitige Anlegung eines frischen Querschnittes.

5) Endlich drängt sich die Frage auf, ob man nicht für die Richtung des Axialstromes eine Regel aufstellen kann, die die verschiedenen Fälle ebensogut zusammenfasst wie die Mendelsohnsche, dabei aber gleichzeitig die Ver-

1) Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie. 15. Bd. S. 138-145.

schiedenheit der Richtung zu einer vermutlichen Ursache des Axialstromes in Beziehung bringt und dadurch befriedigender ist.

---

Bevor ich die Ergebnisse meiner Versuche über die hier aufgestellten Fragen mitteile, will ich einiges über die Versuchsanordnung bemerken. Im allgemeinen war sie genau die Mendelssohns; ich kann daher auf seine Angaben verweisen und führe nur diejenigen Punkte an, in denen ich von seinem Verfahren abgewichen bin.

Zunächst benutzte ich statt des runden Compensators das gerade Rheochord. Der Unterschied ist bekanntlich nur ein solcher der Bequemlichkeit, den ich dadurch möglichst gering machte, dass ich das Rheochord senkrecht zu meiner Rechten aufstellte. So konnte ich den Schlittenkontakt desselben verschieben, ohne das Auge vom Fernrohr zu entfernen.

Anstatt der Zuleitungsgefässe wurden Thonstiefelelektroden angewendet.

Auf die mittelbare Bestimmung des Axialstromes durch Subtraction der beiden Längsquerschnittsströme wurde verzichtet, und der Axialstrom nur unmittelbar durch Ableitung der beiden Querschnitte gemessen.

Die Querschnitte wurden in den allermeisten Fällen durch Schnitt angelegt, teils mit einer feinen Schere, teils mit einem Rasiermesser, entweder gleichzeitig an dem zur Schlinge gelegten Nerven oder unmittelbar nach einander; dieser geringe Zeitunterschied hat offenbar, wie auch Mendelssohn bemerkt, keinen störenden Einfluss. In einer Reihe von Versuchen wurden ferner die Querschnitte durch Baumwollknoten angelegt, deren Fäden, mit physiologischer Kochsalzlösung getränkt, dann den Elektroden angelegt wurden. Über den Wert dieser Methode werde

ich unten sprechen. Endlich wurden in einigen wenigen Fällen probeweise die Querschnitte auch durch Brennen mit einem glühenden Draht hergestellt. Da diese Versuche unten nicht erwähnt werden, so sei hier gleich bemerkt, dass auch bei dieser Art der Querschnittsanlegung Axialströme beobachtet wurden und zwar von der gewöhnlichen Richtung.

Welche Art der Anlegung der Querschnitte von vornherein eine grössere Wahrscheinlichkeit der reinen Querschnittsableitung für sich hat, mag dahin gestellt bleiben. Bei der Ableitung von geschnittenen Querschnitten hängt die Güte der Anlegung an die Elektroden natürlich sehr von der persönlichen Geschicklichkeit, teilweise wohl auch geradezu vom Zufall ab. Dies ist bei der Ableitung mit Baumwollknoten weniger der Fall. Dafür hat diese ihrerseits wieder andere grosse Nachteile, die unten näher zur Besprechung kommen werden. Die Grösse des Winkels, in dem der Faden vom Nerven zur Elektrode geht, hat nach meinen Beobachtungen keinen Einfluss auf die Grösse des abgeleiteten Stromes. — Beim Glühen mit dem Draht liegt die Gefahr vor, dass einige Fasern unverletzt bleiben, falls man den Nerven nämlich nicht ganz durchbrennt, um ihn an seinen extrapolaren Enden ausspannen zu können.

Anstatt das centrale (proximale) Ende des Nerven mit einem Flöckchen roter Seide zu bezeichnen, wie Mendelssohn verfuhr, wurden alle Nerven so gelegt, dass das centrale Ende stets nach derselben Zimmerwand zu lag, so dass eine Verwechslung auch so vermieden wurde.

Eine Umlegung des Nerven mit folgender nochmaliger Messung des Stromes wurde hauptsächlich nur bei den Gehirnnerven ausgeführt. An diesen war der Axialstrom, z. T. wohl infolge der Kürze der untersuchten Stücke, oft so schwach, dass ein nicht compensierbarer Elektrodenstrom gegen ihn nicht verschwand, sondern ihn sogar bisweilen aufhob oder umkehrte. Dann konnte durch Umlegung und erneute Messung trotzdem die Richtung dieses schwachen

Axialstromes festgestellt werden. Denn das eine mal verstärkte der Axialstrom den durch den Elektrodenstrom bewirkten Ausschlag, das andere mal verminderte er ihn oder führte zu einem entgegengesetzten Ausschlag. So konnte in diesen Fällen, da die Richtung und Grösse des Ausschlags durch den Elektrodenstrom allein bekannt waren, festgestellt werden, wann der Axialstrom gleiche Richtung mit ihm hatte und wann die entgegengesetzte, sowie auch die schwache Kraft desselben durch Subtraction berechnet werden.

Zu den Versuchen am N. ischiadicus wurden hauptsächlich Frösche, nur in den besonders angegebenen Fällen auch Kaninchen, zu denen an Gehirnnerven lediglich letztere benutzt.

Die Versuche wurden im Laufe des Sommer 1895 im physiologischen Institute zu Halle ausgeführt.

---

Ich teile jetzt die Ergebnisse meiner Versuche mit: Zu 1). Bezüglich der Richtung des Axialstromes im N. ischiadicus konnte ich Mendelssohns Bemerkung, dass „verschiedene Abschnitte desselben N. ischiadicus verschiedene Richtung des Axialstromes darzubieten scheinen," bis zu einem gewissen Grade bestätigen. Ich konnte nämlich feststellen, dass das Schwanken des Ergebnisses auf bestimmte Teile des Nerven beschränkt ist, während andere Teile stets absteigenden Strom ergeben. Ich stelle zunächst meine Ergebnisse in einer Tabelle zusammen. Die untersuchten Nervi ischiadici stammten sämtlich von Fröschen. Die Querschnitte wurden sämtlich durch Schnitt angelegt.

Tabelle 1.

| Teil des N. ischiadicus | Richtung des Axialstromes | | |
|---|---|---|---|
| | absteigend | aufsteigend | zusammen |
| Oberschenkelteil | 43 | — | 43 |
| mittl. Drittel desselben | 9 | 5 | 14 |
| proximale Hälfte desselben | 26 | 11 | 37 |
| distale Hälfte desselben | 36 | — | 36 |
| Stücke aus dem plexus sacralis | 5 | — | 5 |
| N. ischiadicus und Teile desselben überhaupt | 135 | 25 | 160 |

Während also der ganze Oberschenkelteil des N. ischiadicus, seine distale Hälfte und die aus dem plexus sacralis entnommenen Stücke nur absteigenden Strom ergaben, fand sich am mittleren Drittel des Oberschenkelteiles etwa in der Hälfte, an der proximalen Hälfte etwa in $^2/_7$ der Fälle daneben auch aufsteigender. Entgegen Mendelssohns Ergebnissen zeigte sich also am ganzen Oberschenkelteil sowie in dessen distaler Hälfte nie aufsteigender Strom.

Was die Deutung des abweichenden Verhaltens der proximalen Hälfte des Oberschenkelteils betrifft, so liegt es am nächsten zu denken, dass dies durch anliegende Stümpfe der hier abgehenden Oberschenkeläste des Ischiadicus bewirkt werde. Es wäre sehr wohl denkbar, dass ein solches Anliegen eines Nervenstückes an dem einen Ende des beobachteten Nerven den Axialstrom desselben verändere. Dies vorausbedenkend habe ich stets den N. ischiadicus erst unterhalb des Abganges der Oberschenkeläste abgeschnitten,

nachdem ich jedoch vorher die untersten eine Strecke weit von dem Nervenstamme losgelöst hatte, was sehr leicht geht. Es sind dies die beiden kleinen Äste für den M. biceps und den M. extensor cruris communis.

Ob das trotz dieser Vorsichtsmassregel beobachtete abweichende Verhalten der oberen Hälfte des Oberschenkelteiles mit der Verschiedenheit der Erregbarkeit im Verlaufe des N. ischiadicus zusammenhängt oder auch, vielleicht zusammen mit dieser Verschiedenheit der Erregbarkeit, zu dem Eintritte von Blutgefässen in den Nerven in Beziehung steht, wage ich nicht zu entscheiden.

Eine Verschiedenheit des Zahlenverhältnisses der motorischen und sensibeln Fasern in den verschiedenen Abschnitten des N. ischiadicus, von der Mendelssohn spricht, ist in meinen Versuchen mit den beiden Hälften des Oberschenkelteiles vollständig ausgeschlossen, da letzterer stets völlig astfrei war, so dass die distale Hälfte genau dieselbe Anzahl und Art von Fasern enthalten musste wie die proximale.

Ein Punkt ist ferner noch zu erwähnen zu obiger Tabelle. Bekanntlich teilt sich der N. ischiadicus beim Frosche etwas unter der Mitte des Oberschenkels in Tibialis und Peroneus, so dass man bei Durchschneidung an dieser Stelle ohne weiteres die beiden Anteile des Ischiadicus getrennt vor sich hat. Dieselben wurden öfters auf diese Weise getrennt und dann einzeln untersucht, ergaben jedoch stets ebenfalls absteigenden Strom. Diese Versuche sind mit unter distaler Hälfte aufgeführt.

Bemerkenswert ist auch noch, dass die proximale Hälfte des Oberschenkelteiles auch dann, wenn sie absteigenden Strom gab, eine wesentlich geringere Stärke desselben zeigte als die distale. Dies sieht man aus folgender Zusammenstellung :

Tabelle 2.

| proximale Hälfte | | distale Hälfte | | ganzer Oberschenkelteil | |
|---|---|---|---|---|---|
| Abl. | Comp. | Abl. | Comp. | Abl. | Comp. |
| 5 | 4 | 11 | 9 | 5 | 9 |
| 5 | 39 | 17 | 75 | 11 | 105 |
| 15 | 94 | 72 | 270 | 50 | 523 |
| 20 | 40 | 31 | 97 | | |
| 7 | 5 | 84 | 230 | 28 | 140 |
| 10 | 0 | 81 | 232 | 38 | 235 |
| 2 | 0 | 30 | 70 | 17 | 55 |
| 26 | 45 | 65 | 190 | 49 | 330 |
| 0 | | 40 | | 40 | |
| 0 | | 50 | | 45 | |
| 38 | 85 | 61 | 135 | 51 | 260 |
| 5 | 0 | 30 | 110 | 15 | 160 |
| 2 | 0 | 26 | 90 | 20 | 200 |
| 6 | 7 | 40 | 155 | 26 | 260 |
| 28 | 45 | 31 | 100 | | |
| 5 | 150 | 28 | 500 | | |
| 12 | 7 | 19 | 39 | | |
| 33 | 45 | 56 | 95 | | |
| 7 | 0 | 42 | 85 | | |

Bemerkung: Abl. = Ablenkung in Skalenteilen.
Comp. = Compensatorgrade des Rheochords
Alles absteigender Strom.

Doch möchte ich auf einen Versuchsfehler hinweisen, den ich bei meinen ersten Versuchen machte, dass ich nach Messung des Stromes im ganzen Nerven diesen einfach durchschnitt und dann die Ströme in den beiden Hälften prüfte. Dabei hatte dann das centrale Stück am peripheren, das periphere am centralen Ende einen frischen Querschnitt. Dies könnte aber, wie wir unten sehen werden, die ganze Verschiedenheit der beiden Hälften, und zwar gerade so wie sie ist, zum grossen Teile erklären. Später habe ich diesen Fehler vermieden und an jeder Hälfte jedesmal zwei frische Querschnitte angelegt; doch auch da habe ich häufig im centralen Stücke aufsteigenden Strom gefunden.

In obiger Tabelle und den späteren teile ich die gemessene Anzahl von Compensator-Graden mit und nicht die absoluten Werte für die elektromotorische Kraft, da es hier und später ja nur auf die Vergleichung von solchen zwei Werten ankommt, die an einem und demselben Nerven, oder wenigstens innerhalb derselben Versuchsreihe gewonnen sind, und das Verhältnis der beiden Werte zu einander durch die Multiplikation mit der gleichen Graduationsconstante ja nicht verändert wird.

Da ich aber die Graduationsconstante bei jeder Versuchsreihe bestimmt und die absoluten Werte berechnet habe, so stelle ich, um wenigstens einen Überblick zu geben, hier einige Durchschnittswerte zusammen:

Tabelle 3.

| | durchschnittlich |
|---|---|
| Graduationsconstante | 0,0000381 Raoult |
| N. ischiadicus Oberschenkelteil | 0,00600 „ |
| „ centr. Hälfte | 0,00125 „ |
| „ periphere Hälfte | 0,00464 „ |
| „ mittl. Drittel | 0,00321 „ |
| Rückenmarkswurzeln | 0,00207 „ |

Auch mit Querschnittsanlegung durch Baumwollknoten wurde der N. ischiadicus des Frosches untersucht. Der ganze Oberschenkelteil gab dabei in 9 von 12 Fällen absteigenden Strom. Die 3 Fälle von aufsteigendem Strom betrafen vielleicht solche Nerven, an denen der Knoten am distalen Ende zu zweit angelegt wurde. Dies wird aus folgenden Beobachtungen wahrscheinlich: Zur Untersuchung der beiden einzelnen Hälften des N. ischiadicus mittelst Baumwollknoten wurde nämlich anfangs so verfahren, dass drei Knoten angelegt wurden, je einer an jedem Ende und in der Mitte. Hierbei ergab sich, dass der mittlere Knoten, falls er zuerst angelegt wurde, zu den beiden anderen positiv, falls er zuletzt angelegt wurde, negativ war. Hieraus geht

hervor, dass der Zeitunterschied zwischen der Anlegung des einen und des andern Knotens, der auch bei vorherigem Herumlegen beider Schlingen noch besteht, genügt, um den später angelegten Knoten gegen den anderen in allen Fällen negativ zu machen (vgl. die unten angeführten Versuche über einseitige Querschnittsanfrischung). Infolgedessen ist die Querschnittsanlegung durch Baumwollknoten für die Feststellung der Richtung des reinen unverfälschten Axialstromes als durchaus ungeeignet zu bezeichnen. Zu der Unmöglichkeit, mindestens für einen einzelnen Untersucher, die beiden Knoten gleichzeitig anzulegen, kommt noch ein weiterer Nachteil gegenüber der Querschnittsanlegung durch Schnitt. Bei den Knoten ist die Querschnittsanlegung, d. h. die Durchtrennung sämtlicher Nervenfasern, bei weitem nicht so gründlich wie beim Schnitt. Diese schon von vornherein einleuchtende Thatsache geht auch aus einigen Versuchen deutlich hervor. Wurde nämlich ein N. ischiadicus an seinen Enden von geschnitten Querschnitten, in der Mitte von einem Knoten abgeleitet, so war der Knoten immer positiv zu jedem der beiden Schnitte, ob er nun früher oder später als diese angelegt war. Daher wurde die Querschnittsanlegung durch Knoten für die Feststellung der Richtung des Axialstromes verlassen und nur bei den Versuchen über die negative Schwankung angewendet für die ableitenden Elektroden, da man den Nerven dann an seinen extrapolaren Enden ausspannen und die Reizelektroden zwischen den ableitenden besser anlegen konnte.

Zu 2). Um die Frage nach dem Einflusse der Länge des Nerven auf die Stärke des Axialstromes zu entscheiden, verkürzte ich den Nerven nach Messung seines Stromes auf etwa die Hälfte seiner Länge durch Abtragung von beiden Enden und mass den verbleibenden Strom. Die Ergebnisse waren folgende:

Tabelle 4.

| Nr. | Länge des Nerven | Ablenkung | Comp. |
|---|---|---|---|
| 1 | 17 mm | 15 | 25 |
| | 8 „ | 12 | 5 |
| 2 | 18 „ | 30 | 60 |
| | 10 „ | 4 | 0 |
| 3 | 18 „ | 25 | 80 |
| | 9 „ | 19 | 12 |
| 4 | 16 „ | 9 | 15 |
| | 8 „ | 3 | 0 |
| 5 | 20 „ | 39 | 160 |
| | 10 „ | 13 | 6 |
| 6 | 10 „ | 61 | 100 |
| | 6 „ | 10 | 0 |
| 7 | 16 „ | 15 | 30 |
| | 9 „ | 4 | 5 |
| 8 | 20 „ | 27 | 90 |
| | 10 „ | 5 | 0 |
| 9 | 18 „ | 15 | 60 |
| | 9 „ | 10 | 10 |
| 10 | 18 „ | 28 | 70 |
| | 10 „ | 15 | 20 |

Wie man sieht, ist stets ein Abfallen der Stromstärke und der elektromotorischen Kraft zu verzeichnen; oft ist die Abnahme sogar recht bedeutend. In allen Fällen haben Stromstärke und elektromotorische Kraft verhältnismässig beträchtlich mehr abgenommen als die Länge des Nerven.

Zu 3). Um die Frage nach dem Auftreten einer negativen Schwankung des Axialstromes bei Erregung des

Nerven zu entscheiden, wurden dem Nerven Induktionsströme zugeleitet durch zwei unpolarisierbare Elektroden, die ihm in der Mitte seiner Länge möglichst nahe bei einander anlagen, während die durch Baumwollknoten hergestellten Querschnitte des ausgespannten Nerven mit den ableitenden Elektroden durch feuchte Fäden verbunden waren. Die Anordnung der Reizelektroden ganz in der Mitte möglichst nahe bei einander sollte verhindern, dass die Induktionsströme sich in merklichem Grade in das Galvanometer verzweigten. Man konnte ja freilich annehmen, dass die beiden einander entgegengesetzt gerichteten Induktionsschläge sich in ihrer Wirkung auf das Galvanometer aufheben würden, umsomehr als die Helmholtzsche Abänderung des Wagnerschen Hammers benutzt wurde. In der That war die Wirkung der Induktionsströme auf das Galvanometer nicht merklich, wie sich aus Controllversuchen ergab. Hierzu wurde ein mit physiologischer Kochsalzlösung getränkter Baumwollfaden den vier Elektroden in gleicher Weise wie der Nerv angelegt. Nur im Augenblick der Öffnung und Schliessung des Kurzschlusses zur sekundären Spirale zeigte der Faden des Fernrohrs auf der Skala einen kleinen Ruck. Offenbar kann der erste durchzuckende Induktionsschlag auf die Nadel des Multiplikators mehr wirken als die nächsten, da er eine ruhende Nadel trifft, nicht eine, die eben beginnt, nach der entgegengesetzten Seite auszuschlagen.

Es zeigte sich, dass auch der Axialstrom eine negative Schwankung erfährt bei Reizung des Nerven. Bei der geringen Grösse der Ablenkung, die der Axialstrom im Vergleich zum Längsquerschnittstrom bewirkt, betrug die negative Schwankung freilich nur wenige Skalenteile, so dass es nur mit grosser Aufmerksamkeit möglich war, sie als solche zu erkennen. Denn die Nadel zeigte geringe Schwankungen ja fortwährend, nämlich ausser etwaigen Trägheitsschwankungen noch solche, die von der vorbeifahrenden elektrischen Bahn herrührten; letztere betrugen 1—2 Skalenteile.

Bei jedem Versuch wurde mittelst einer Wippe ein Polwechsel der sekundären Spirale vorgenommen. Die negative Schwankung war, bei Vergleichung der beiden so gewonnenen Werte, entweder beide male gleich oder dann stärker, wenn der stärkere Induktionsschlag im Nerven die gleiche Richtung hatte wie der Axialstrom. Auch hieraus geht hervor, dass die Schwankung nicht durch die Induktionsströme selbst hervorgerufen wurde. — In folgender kleiner Tabelle stelle ich die Versuchsergebnisse zusammen:

Tabelle 5.

| No. | | Ausschlag in Skalenteilen Strom | neg. Schw. | Wippe umgelegt: u |
|---|---|---|---|---|
| 1 | Längs-Querschnittsstrom | 116 | 10 | |
| 2 | „ | 80 | 17 | |
| 3 | „ | 58 | 2 | |
| 4 | Axialstrom | 46 | 11 | |
| | „ | „ | 6 | u |
| 5 | „ | 15 | 1 | |
| | „ | „ | „ | u |
| 6 | „ | 11 | 1 | |
| | „ | „ | „ | u |
| 7 | „ | 26 | 2 | |
| | „ | 30 | „ | u |
| 8 | „ | 33 | 5 | |
| | „ | „ | „ | u |
| 9 | „ | 30 | 8 | |
| | „ | „ | 1 | u |
| 10 | „ | 23 | 7 | |
| | „ | „ | 2 | u |
| 11 | „ | 32 | 2 | |
| | „ | „ | 1 | u |
| 12 | „ | 5 | 1 | |
| | „ | „ | „ | u |

Zu 4). Engelmann hat für den Längsquerschnittsstrom nachgewiesen[1]), dass er nach einer gewissen Zeit auf 0 absinkt, dass aber dies Verschwinden des Stromes zunächst nur ein Latentwerden desselben ist. Durch Anfrischung des Querschnittes lässt sich der Strom in seiner

1) Pflügers Archiv für die ges. Physiologie. Bd. 15. S. 138ff.

früheren Stärke wieder zur Erscheinung bringen, „manifest“ machen. Engelmann giebt gleichzeitig die Erklärung dieser Erscheinung dahin, dass der Vorgang des Absterbens am nächsten Ranvierschen Schnürringe für eine gewisse Zeit halt mache und erst bei Verletzung des nächsten Teilstückes wieder beginne.

Über die Zeit, nach welcher der Axialstrom verschwunden ist, habe ich nur zufällige Beobachtungen gemacht. Um wenigstens einen gewissen Überblick zu geben, stelle ich sie hier zusammen:

Tabelle 6.

| | nach Stunden | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Nr. | 0 | ¼ | ½ | ¾ | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
| 1 | 45 | | | 0 | | | | | | | |
| 2 | 115 | | | | 0 | | | | | | |
| 3 | 80 | | 29 | | 4 | | | | | | |
| 4 | 30 | | | | | | 0 | | | | |
| 5 | 85 | | | | 0 | | | | | | |
| 6 | 85 | | | | | | 0 | | | | |
| 7 | 90 | | | 50 | | | | | | 0 | |
| 8 | 125 | | | | | | | | | | 0 |
| 9 | 30 | 5 | | | | | | | | | |
| 10 | 100 | | | | | 105 | | | | | |
| 11 | 25 | | | | | | | 0 | | | |

in Compensator-Graden.

In verschiedenen Fällen wurde an Nerven, die keinen Strom zeigten, durch Anlegung von zwei frischen Querschnitten ein solcher zur Erscheinung gebracht. Von solchen Fällen eines „Manifestwerdens“ des Stromes habe ich folgende beobachtet:

Tabelle 7.

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| vor der Anfrischung | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| nach der Anfrischung | 65 | 45 | 55 | 40 | 15 | 25 | 10 | 5 |

in Compensator-Graden.

In einigen Fällen beobachtete ich ferner ein Wiederansteigen eines schwachen Stromes nach beiderseitiger Querschnittsanfrischung.

Tabelle 8.

| | 1 | 2 | 3 |
|---|---|---|---|
| vor der Anfrischung | 5 | 25 | 20 |
| nach der Anfrischung | 29 | 40 | 30 |

Endlich wurde die Wirkung der Anlegung nur eines frischen Querschnittes untersucht. Die Ergebnisse habe ich in der folgenden Tabelle zusammengestellt. In dieser bedeutet c. H. centrale Hälfte des Oberschenkelteiles des N. ischiadicus, p. H. periphere Hälfte desselben; in der Spalte „frische Querschnitte" bedeutet 2 = zwei frische Querschnitte, c = ein frischer Querschn. am centralen, p = ein frischer Querschn. am peripheren Ende, in der Spalte „Richtung" bedeutet „ab" absteigend, „auf" aufsteigend.

## Tabelle 9.

| Versuch | Lfde. No. | Zeit | Nerv. | Frische · Querschn. | Länge des Nerven in mm | Richtung des Stromes | Ablenkung in Scalenteilen | Compensatorgrade | Bemerkgn. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| I. | 1 | | c. H. | 2 | | ab | 38 | 85 | |
| | 2 | n. $^1/_2$ St. | „ | p | | auf | 30 | 60 | |
| II. | 1 | | p. H. | 2 | | ab | 61 | 135 | |
| | 2 | „ | „ | p | | ab | 41 | 65 | |
| III. | 1 | | c. H. | 2 | | ab | 5 | 0 | |
| | 2 | „ | „ | p | | auf | 5 | 6 | |
| IV. | 1 | | p. H. | 2 | | ab | 30 | 110 | |
| | 2 | „ | „ | p | | ab | 17 | 55 | |
| V. | 1 | | „ | 2 | 14 | ab | 40 | 155 | |
| | 2 | n. 1 St. | „ | p | 12 | ab | 24 | 56 | |
| VI. | 1 | | c. H. | 2 | 12 | ab | 6 | 7 | |
| | 2 | „ | „ | p | 10 | auf | 33 | 125 | |
| | 3 | | „ | p | 8 | auf | 31 | 96 | |
| | 4 | | „ | 2 | 6 | ab | 6 | 0 | |
| VII. | 1 | | „ | 2 | 15 | ab | 21 | 30 | |
| | 2 | | „ | — | 15 | auf | 3 | 0 | |
| | 3 | | „ | p | 12 | auf | 7 | 25 | |
| | 4 | | „ | p | 9 | auf | 29 | 50 | |
| | 5 | | „ | p | 7 | auf | 35 | 35 | |
| VIII. | 1 | | „ | 2 | | auf | 1 | 5 | |
| | 2 | | „ | c | | auf | 1 | 0 | |
| | 3 | | „ | c | 17 | ab | 26 | 50 | |
| | 4 | | „ | c | 13 | ab | 31 | 55 | |
| | 5 | | „ | p | 11 | auf | 15 | 20 | |
| | 6 | | „ | c | 9 | auf | 9 | 8 | |
| IX. | 1 | | mittl. Drittel | 2 | 17 | auf | 17 | 18 | |
| | 2 | | „ | c | 13 | auf | 6 | 2 | |
| | 3 | | „ | c | 10 | ab | 6 | 0 | |
| X. | 1 | | „ | 2 | 16 | ab | 44 | 115 | |
| | 2 | | „ | — | 16 | — | — | — | |
| | 3 | | „ | p | | auf | 29 | 65 | |
| XI. | 1 | | p. H. | 2 | 12 | ab | 31 | 100 | |
| | 2 | | „ | p | | ab | 24 | | |
| | 3 | | „ | p | | — | — | — | |
| | 4 | | „ | p | | auf | 22 | 23 | |
| | 5 | | „ | c | | ab | 19 | 1 | |

| Versuch | Lfde. No. | Zeit | Nerv. | Frische Querschn. | Länge des Nerven in mm | Richtung des Stromes | Ablenkung in Scalenteilen | Compensatorgrade | Bemerkgn. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| XII. | 1 | $11^{15}$ | mittl. Drittel | 2 | | ab | 33 | 80 | |
| | 2 | $11^{45}$ | „ | — | | ab | 14 | 29 | |
| | 3 | $12^{15}$ | „ | — | | ab | 9 | 4 | |
| | 4 | $12^{20}$ | „ | p | | auf | 30 | 96 | |
| | 5 | $12^{35}$ | „ | — | | auf | 42 | 125 | |
| | 6 | $12^{45}$ | „ | c | | ab | 31 | 48 | |
| | 7 | $1^{10}$ | „ | p | 14 | auf | | 30 | |
| XIII. | 1 | $1^{17}$ | „ | 2 | 19 | ab | 24 | 30 | |
| | 2 | $4^{10}$ | „ | — | „ | auf | 5 | 0 | |
| | 3 | | „ | p | 17 | auf | 91 | 205 | |
| | 4 | | „ | p | 16 | auf | 108 | 245 | |
| | 5 | | „ | p | 15 | auf | 84 | 165 | |
| | 6 | | „ | p | 14 | auf | 99 | 260 | |
| | 7 | | „ | c | 13 | auf | 57 | 110 | |
| | 8 | $5^{2}$ | „ | c | 12 | auf | 22 | 20 | |
| | 9 | $5^{8}$ | „ | c | 12 | — | | — | |
| | 10 | $5^{13}$ | „ | — | 12 | ab | 3 | — | |
| | 11 | $5^{18}$ | „ | — | 12 | ab | 3 | — | |
| | 12 | $5^{22}$ | „ | c | 11 | ab | 29 | 40 | |
| | 13 | $5^{30}$ | „ | c | 10 | ab | 40 | 65 | |
| | 14 | $5^{38}$ | „ | c | 9 | ab | 25 | 95 | |
| | 15 | $6^{03}$ | „ | — | 9 | ab | 42 | 145 | |
| | 16 | | „ | c | | ab | 78 | 150 | |
| XIV. | 1 | $11^{0}$ | „ | 2 | | ab | 5 | — | |
| | 2 | $11^{2}$ | „ | — | | auf | allmähl. steigend | | |
| | 3 | $11^{5}$ | „ | — | | auf | 24 | 85 | |
| | 4 | $11^{14}$ | „ | — | | auf | 34 | 85 | |
| | 5 | $12^{26}$ | „ | — | | ab | 7 | — | |
| | 6 | $12^{32}$ | „ | c | 13 | ab | 65 | 145 | |
| | 7 | $12^{40}$ | „ | c | 12 | ab | 90 | 215 | |
| | 8 | $12^{50}$ | „ | c | 10 | ab | 77 | 185 | |
| | 9 | $1^{0}$ | „ | p | 8 | auf | 28 | 55 | |
| | 10 | $1^{6}$ | „ | p | 7 | auf | 53 | 100 | |
| | 11 | n. 3 St. | „ | — | 7 | ab | 10 | | |
| | 12 | | „ | p | | auf | 3 | — | |
| XV. | 1 | $1^{15}$ | „ | 2 | 14 | auf | 32 | 85 | |
| | 2 | $4^{20}$ | „ | — | 14 | ab | 5 | — | |
| | 3 | | „ | p | | — | — | — | |
| | 4 | | „ | c | | ab | 37 | | |
| | 5 | | „ | c | | ab | 39 | 70 | |
| | 6 | | „ | — | | ab | 18 | | |
| XVI. | 1 | | „ | 2 | | ab | 4 | | v. einem curarisierten Frosch |
| | 2 | | „ | p | | auf | | | |
| XVII. | 1 | | „ | 2 | | ab | 35 | | |
| | 2 | | „ | p | | ab | 1 | — | |
| | 3 | | „ | p | | auf | 21 | | |
| | 4 | | „ | c | | ab | 31 | | |

| Versuch | Lfde. No. | Zeit | Nerv. | Frische Querschn. | Länge des Nerven in mm | Richtung des Stromes | Ablenkung in Scalenteilen | Compensatorgrade | Bemerkgn. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| XVIII. | 1 | $12^{30}$ | mittl. Drittel | 2 | 14 | ab | 36 | 90 | |
| | 2 | $1^{18}$ | „ | — | 14 | ab | 24 | 50 | |
| | 3 | $6^{22}$ | „ | — | 14 | ab | 3 | — | |
| | 4 | | „ | p | | auf | 73 | 330 | |
| | 5 | | „ | p | | auf | 85 | 275 | |
| | 6 | | „ | c | | auf | 1 | — | |
| | 7 | | „ | c | | ab | 22 | 50 | |
| | 8 | $7^{25}$ | „ | c | | ab | 24 | 70 | |
| XIX. | 1 | $11^{5}$ | „ | 2 | | ab | 35 | 100 | |
| | 2 | $12^{28}$ | „ | — | | ab | 45 | 125 | |
| | 3 | $7^{0}$ | „ | — | | — | — | — | |
| | 4 | $7^{4}$ | „ | p | | – | – | – | |
| | 5 | $7^{10}$ | „ | p | | auf | | | |
| | 6 | $7^{12}$ | „ | c | | ab | 19 | 35 | |
| XX. | 1 | $12^{50}$ | „ | 2 | 17 | ab | 41 | 100 | |
| | 2 | $12^{58}$ | „ | — | 17 | ab | 9 | 40 | |
| | 3 | $3^{28}$ | „ | — | 17 | ab | 40 | 105 | |
| | 4 | $3^{36}$ | „ | p | | auf | 35 | 95 | |
| | 5 | $3^{48}$ | „ | — | | auf | | 160 | |
| | 6 | $4^{25}$ | „ | — | | auf | | 130 | |
| XXI. | 1 | $12^{12}$ | „ | 2 | 19 | ab | 18 | 30 | |
| | 2 | $12^{30}$ | „ | — | 19 | ab | 6 | 5 | |
| | 3 | $12^{40}$ | „ | 2 | 17 | ab | 16 | 25 | |
| | 4 | $4^{43}$ | „ | — | 17 | ab | 5 | — | |
| | 5 | $4^{48}$ | „ | p | | auf | 33 | 80 | |
| | 6 | $4^{52}$ | „ | c | | auf | 11 | 20 | |
| | 7 | $5^{13}$ | „ | c | | ab | 28 | 55 | |
| XXII. | 1 | $11^{0}$ | „ | 2 | | auf | 5 | — | |
| | 2 | $12^{48}$ | „ | c | | ab | 27 | 23 | |
| | 3 | $12^{53}$ | „ | p | | ab | 15 | 10 | |
| XXIII. | 1 | $1^{2}$ | „ | 2 | | ab | 35 | 125 | |
| | 2 | $1^{16}$ | „ | 2 | | ab | 25 | 45 | |
| | 3 | $1^{20}$ | „ | p | | auf | 7 | 3 | |
| | 4 | $1^{24}$ | „ | c | | ab | 10 | — | |
| XXIV. | 1 | $12^{0}$ | „ | 2 | 15 | ab | 15 | 25 | |
| | 2 | $12^{30}$ | „ | — | 15 | ab | 9 | 10 | |
| | 3 | $12^{35}$ | „ | p | 14 | auf | 11 | 20 | |
| | 4 | $12^{45}$ | „ | 2 | 10 | auf | 9 | 1 | |
| | 5 | $1^{0}$ | „ | — | 10 | ab | 11 | 5 | |
| | 6 | $1^{04}$ | „ | p | 9 | auf | 11 | 3 | |
| | 7 | $1^{10}$ | „ | c | 8 | ab | 21 | 8 | |
| XXV. | 1 | $11^{0}$ | „ | 2 | | auf | 12 | 140 | |
| | 2 | | „ | — | | auf | 25 | 180 | |
| | 3 | $1^{17}$ | „ | 2 | | auf | 8 | 15 | |
| | 4 | | „ | c | | ab | 11 | 7 | |
| | 5 | $1^{30}$ | „ | 2 | | ab | 11 | — | |

Nach den verschiedenen Richtungen zusammengestellt:

Tabelle 10.

| Frischer Querschnitt am | Vorher bestehender Strom | Fälle von Verstärkung | Verminderung | Umkehrung |
|---|---|---|---|---|
| centralen Ende . . . | ab | 10 | 1 | — |
| | auf | — | 8 | 12 |
| peripheren Ende . . . | ab | — | 8 | 19 |
| | auf | 10 | 2 | — |

Aus dieser Zusammenstellung erkennt man folgendes:

Die Anlegung eines frischen Querschnittes am centralen Ende des Nerven bewirkt bei bestehendem absteigendem Strom Verstärkung desselben, bei aufsteigendem Verminderung desselben oder häufiger Umkehrung der Stromesrichtung in die absteigende, d. h. sie schafft offenbar eine Verstärkung der negativen Spannung am angefrischten centralen Ende. — Nur in einem Falle wurde ein absteigender Strom um ein Geringes vermindert, indem der Einfluss der durch die Anfrischung erfolgenden Verkürzung überwog. Da nach den obigen Versuchen über die Wirkung der Verkürzung des Nerven auf den Axialstrom die Abnahme des Axialstromes durch dieselbe stets im Verhältnis zum früheren Zustande beträchtlich grösser ist als die Verkürzung, in dem vorliegenden Falle aber die Abnahme nur proportional der Verkürzung ist, so sieht man auch hier einen Einfluss in der angegebenen Richtung.

Die Anlegung eines frischen Querschnittes am peripheren Ende bewirkt bei bestehendem absteigendem Strom eine Verminderung desselben oder häufiger eine Umkehrung der Stromesrichtung in die aufsteigende, bei bestehendem aufsteigendem Strome eine Verstärkung desselben. Alle diese Veränderungen lassen sich wieder wie oben zurückführen auf eine Verstärkung oder Neuschaffung negativer Spannung am angefrischten peripheren Ende. — Für die zwei Fälle von geringer Verminderung eines bestehenden aufsteigenden

Stromes gilt genau dasselbe was oben über den einen Fall von Verminderung eines absteigenden Stromes gesagt wurde.

Es zeigt sich das deutliche Gesetz, dass die Anfrischung eines Querschnittes in ihm negative Spannung erzeugt oder verstärkt, dass ein frischerer Querschnitt stärker negativ sich verhält als ein älterer. Genau dies hatte ja auch Engelmann gefunden, nur dass dort der ältere und der frischere Querschnitt nach einander mit einem dritten, weniger veränderlichen Punkte, dem Längsschnitte, verglichen wurden, hier die beiden verschieden alten Querschnitte unmittelbar mit einander. Je grösser der Zeitunterschied zwischen dem Anlegen des einen und des anderen Querschnittes ist, um so grösser ist die elektromotorische Kraft; ist durch einseitige Querschnittsanfrischung ein Strom zur Erscheinung gekommen, so wird er noch stärker durch nochmalige Anfrischung desselben Endes, offenbar, weil der alte Querschnitt am anderen Ende jetzt im Verhältnis zum frischen noch älter ist als vorher.

Vielleicht hat auch das Abschneiden von $^1/_2$—1 mm noch nicht die volle Wirkung und tritt diese erst bei 1—$1^1/_2$mm ein. Auf diesem Umstande beruht wahrscheinlich auch die Thatsache, dass nicht in allen Fällen gleich nach der ersten Anfrischung der Strom im Nerven vom frischeren Querschnitt zum älteren gerichtet ist, sondern dass in $^1/_5$-$^1/_4$ der Fälle der bestehende Strom zunächst nur ganz beträchtlich, oft bis zu 0, vermindert wird, und erst bei nochmaliger Anfrischung ein starker Strom in umgekehrter Richtung auftritt (vgl. als typische Beispiele XVIII,6 und XVII,2). Ob es dabei auch einer gewissen Zeit dazu bedarf, dass der bis dahin negative Querschnitt seinen Vorsprung in der Negativität dem anderen abtritt, wie es nach einigen Versuchen fast scheinen will (vgl. XIII, 7—10, XVIII,6), das will ich durchaus dahin gestellt sein lassen. Dass nach der Anfrischung thatsächlich noch ein Wettstreit beider Querschnitte fortdauert, geht daraus hervor,

dass auch noch nachträglich, ohne jedes Zuthun der Spannungsunterschied bisweilen beträchtlich stärker wird (vgl. XII,5; XIII,15; XIV,2; XX,5), und dass bisweilen die Stromesrichtung sich sogar spontan umkehrt! (vgl. VII,2; XIII,2; XIV,2 u. 5; XV,2).

Jedenfalls aber lässt sich stets schliesslich ganz nach Belieben, je nach Anlegung des Querschnittes, aufsteigender oder absteigender Strom herstellen, ganz gleich ob anfänglich absteigender oder aufsteigender Strom vorhanden war. Und zwar haben diese „künstlichen" Axialströme, wenn wir sie so nennen wollen, in den meisten Fällen eine beträchtlich grössere absolute Kraft als der ursprüngliche „natürliche" Axialstrom des betreffenden Nerven.

Aus allem diesem müssen wir schliessen, dass die Kraft des ursprünglichen Axialstromes gegen den Spannungsunterschied zwischen frischem und altem Querschnitt gar nicht mehr in betracht kommt, eine Thatsache, auf die ich unten wieder zurückkommen werde. Interessant sind jedoch einige Versuche (vgl. VI,4; XIII,10?; XXIV,5), wo es scheint, als ob der ursprüngliche Axialstrom zwischendurch doch wieder zum Durchbruch käme. Doch, wie gesagt, es scheint; ob es wirklich so ist, lässt sich nicht sagen.

Zu 5). Welche Vorstellung sollen wir uns nun über die Ursache des Axialstromes machen? Auf Grund der oben bezeichneten Engelmannschen Untersuchungen haben wir die Überzeugung gewonnen, dass der Längsquerschnittsstrom, also die Negativität des verletzten Nervenendes im Vergleich zum Längsschnitt, auf dem Absterben der durch das Trauma geschädigten Ranvierschen Teilstücke beruht. Die mit dem Zerfall der lebenden Substanz verknüpften lebhaften chemischen Vorgänge machen den Querschnitt negativ gegen den unverletzten Längsschnitt so lange, wie das Absterben dauert. Hat dieses am nächsten Schnürringe halt gemacht, so herrscht wieder Ruhe, der elektrische Spannungsunterschied ist verschwunden.

In ganz entsprechender Weise erklärt sich nun in obigen Versuchen mit einseitiger Querschnittsanfrischung

die Negativität des frischen Querschnittes gegenüber dem älteren. Hier tritt an die Stelle des Längsschnittes der ältere Querschnitt. Während an dem frisch angelegten Querschnitte das Absterben mit voller Wucht einsetzt, ist es an dem älteren schon zum grossen Teile abgelaufen.

Woher kommt aber die Negativität des einen Querschnittes gegen den anderen, wenn beide gleichzeitig angelegt sind?, worauf beruht das merkwürdige Phänomen des eigentlichen, des „natürlichen" Axialstromes? Nun, am wahrscheinlichsten ist von Hypothesen immer die einfachste: Könnte der Axialstrom nicht auf derselben Ursache beruhen wie die in obigen Versuchen erzeugten „künstlichen" Axialströme, auf einer Verschiedenheit des Absterbens der beiden Querschnitte? Dort ist der frische Querschnitt stark negativ gegen den älteren, weil er lebhaft abstirbt, der andere nur noch wenig; könnte nicht hier der eine Querschnitt schwach negativ sein gegen den anderen, weil er ein wenig lebhafter, in etwas schnellerem Tempo, abstirbt? Nehmen wir an, es wäre so. Aber weshalb stirbt der eine Querschnitt schneller ab, und weshalb thut dies gesetzmässig immer ein ganz bestimmter der beiden Querschnitte? Das ist die Frage. Prüfen wir einmal an einem Beispiele, welches Ende denn das negative, das lebhafter absterbende ist! Bei rein motorischen Nerven, wie sie Mendelssohn in den Muskelästen des Ischiadicus vom Kaninchen untersucht hat, liegen die Verhältnisse am einfachsten. Hier beobachtete Mendelssohn stets aufsteigenden Strom. Also war das distale Ende das negative, das lebhafter absterbende. Wie kommt das? Mendelssohn richtete bei Aufstellung seiner Regel sein Augenmerk auf das Nächstliegende, die Richtung der physiologischen Wirksamkeit, und sagte die Richtung des Axialstromes sei dieser entgegengesetzt. Damit konnte er seine Versuchsergebnisse sehr gut zusammenfassen, und weiter hatte er auch nichts gewollt. Wir aber fragen, in Fortsetzung obiger Hypothese, natürlich: In welcher Weise könnte denn die Verschiedenheit

des Absterbens der beiden Enden mit der Verschiedenheit der Richtung der physiologischen Wirksamkeit zusammenhängen? Und weil der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse uns nicht ermöglicht, dazwischen einen ursächlichen Zusammenhang aufzubauen, so befriedigt uns diese Regel auf die Dauer nicht. Wieso sollte das proximale Ende des motorischen Nerven deshalb langsamer absterben, weil es nach derjenigen Richtung lag, woher im Leben immer die funktionellen Erregungen kamen? Daraus können wir uns keinen Vers machen. Aber etwas anderes kommt auch noch aus derselben Richtung, das ist der trophische Einfluss von Zelle des Neurons her, vom Vorderhorn des Rückenmarkes. Und dies giebt uns in der That einen Fingerzeig. Denn die grössere oder geringere Neigung zum Absterben hängt, wie beim ganzen Menschen, so doch wohl auch beim einzelnen zelligen Element in erster Linie von dem Ernährungszustande ab. Wäre es nicht denkbar, dass das dem trophischen Centrum, der Zelle, nähere Ende der Faser deshalb weniger hinfällig ist als das andere, weil es infolge dieser Nähe mit einem oder mehreren Ernährungsstoffen besser ausgestattet ist? Dies wären vielleicht nicht gerade „Nahrungsstoffe" im gewöhnlichen Sinne, denn das tägliche Brot so zu sagen bekommen die Nervenfasern natürlich von den Blutgefässen des betreffenden Nerven und nicht von der Zelle des Neurons her; es könnten vielmehr jene belebenden Stoffe sein, die eben den trophischen Einfluss unterhalten (falls wir diesen nicht blos als einen „Tonus" ansehen sollen), jene Träger der Lebensenergie (sowie bekanntlich der Art, der Rasse, der Individualität), die, dem Kern eigentümlich und nur von ihm erzeugbar, dem Axencylinder, als einem Ausläufer der Neuronzelle, von dieser her kommen müssen und in ihm deshalb vielleicht, je näher der Zelle, je reichlicher vorhanden sind. Denn den Axencylinder müssen wir von den Bestandteilen der Nervenfaser doch offenbar als dasjenige ansehen, was nach der Verletzung durch sein Absterben den Querschnitt negativ

macht. Denn er ist auf dem Querschnitt einer Nervenfaser das einzige Protoplasma, das übrige ist Horn, Myelinfett u. s. f.; er ist das vornehmlich „Lebende", also auch dem Sterben in erster Linie unterworfen. Da das Absterben am nächsten Schnürringe halt macht, so müssen wir entweder annehmen, dass der Axencylinder gerade soweit abstirbt, wie er durch das Abfliessen des halbflüssigen Myelins blossgelegt und durch den Fortfall der umspülenden Ernährungsflüssigkeit geschädigt ist, oder aber wir könnten auch folgern, dass der Axencylinder an der Stelle der Ranvierschen Einschnürungen ebenfalls segmentiert ist. Die Annahme einer solchen Segmentierung des Axencylinders würde mikroskopisch eine Stütze erhalten durch die bambusartige Anschwellung desselben an der Stelle des Schnürringes. Das mikroskopische Bild zeigt ja am Axencylinder sogar noch eine weitere segmentartige Struktur auch des einzelnen Ranvierschen Teilstücks, ausgedrückt durch eine feine Querstreifung. Die Segmentierung an den Schnürringen würde derart zu denken sein, dass ein Segment dem anderen wohl den Vorgang der Erregung sowie den belebenden Einfluss von der Neuronzelle her weitergiebt, beim Absterben aber auf sich beschränkt bleibt, indem zwar ein Contact, aber keine Continuität besteht. Ein Ranviersches Teilstück des Axencylinders nähme also zum Neuron dieselbe Stellung ein, wie die einzelne Zelle zum Menschen. Selbst verletzt stürbe es sofort; selbst unverletzt aber könnte es die Trennung vom Gesamtorganismus, dem Neuron, eine Weile ertragen, doch nur eine Galgenfrist, um dann über kurz oder lang hilflos dem Tode zu verfallen. Colasanti[1]) war es zuerst, der hervorhob, dass dieser Tod des ganzen von seinem trophischen Centrum getrennten Nerven, der trotz der fortdauernden Ernährung durch das Blut in einigen

1) vgl. Colasanti, „Über die Degeneration durchschnittener Nerven" in du Bois-Reymonds Archiv für Physiologie 1878, S. 206ff. insbes. S. 209.

Wochen eintritt, und zwar gleichzeitig in der ganzen Länge des Nerven, dass dieser Vorgang als „Degeneration“ seiner Ursache, der Zeit seines Auftretens und den mikroskopischen Erscheinungen nach scharf zu trennen sei von der „Demarkation“, dem Absterben des verletzten Ranvierschen Teilstückes, das der Verletzung sich unmittelbar anschliesst und seine Ursache nicht in der Trennung von der Zelle, sondern in der Verletzung als solcher hat. Wenngleich also die „Degeneration“ in der ganzen Länge gleichzeitig eintritt, so könnte darum doch die „Demarkation“ an beiden Enden verschieden schnell erfolgen.

Wenn wir im Lichte der vorstehend entwickelten Hypothese nun noch einmal die Thatsache betrachten, dass die „künstlichen“ Axialströme oft viel stärker sind als die „natürlichen“ an denselben Nerven, und dass diese durch jene ganz verdeckt werden, so scheint sie uns jetzt ganz erklärlich. Denn wenn der eigentliche Axialstrom ebenfalls nur auf Verschiedenheit der Absterbeintensität beider Querschnitte beruht, so wird der feine Unterschied, den darin zwei gleich frische Querschnitte eines Nerven darbieten, natürlich gänzlich verwischt, wenn man die beiden Querschnitte zunächst so und so weit absterben lässt und dann den einen noch einmal anfrischt. Dann ist der Unterschied natürlich sehr gross, und das verschiedene Tempo des Absterbens kann nicht mehr zum Ausdruck kommen, da es sich bereits um ganz verschiedene Stadien dieses Vorganges handelt, deren Verschiedenheit von beherrschendem Einfluss ist.

Auch die Abnahme der Stärke des Axialstromes bei Verkürzung des Nerven (vgl. Tabelle 4) würde zu obiger Hypothese sehr gut stimmen. Denn, wenn die Ursache des Axialstromes darin liegt, dass das eine Ende des Nerven dem trophischen Centrum näher lag, das andere weiter, so muss natürlich der Spannungsunterschied der beiden Querschnitte um so grösser sein, je weiter von einander sie liegen, selbstverständlich unter der Voraussetzung, dass sie jedesmal beide gleichzeitig angelegt sind.

Kehren wir jetzt zu unserem Beispiel zurück, von dem wir ausgingen, zu den Muskelästen. Wenn hier ein aufsteigender Axialstrom besteht, so geht derselbe, da die Neuronzelle im Vorderhorn des Rückenmarkes liegt, in der Richtung zur Zelle hin, er ist also „cellulipetal". Sehen wir zu, ob dies für die übrigen Fälle auch zutrifft.

Für hintere Wurzeln, N. opticus und olfactorius liegen die trophischen Centren peripher (für letztere beiden in den Ganglienzellen der Retina und in den Zellen der Riechschleimhaut), es wäre also absteigender Strom zu erwarten und ist von Mendelssohn in der That stets beobachtet worden.

Die vorderen Wurzeln haben, ebenso wie die Muskeläste, das trophische Centrum proximalwärts, sie müssten also aufsteigenden Strom geben; ein solcher fand sich auch thatsächlich in Mendelssohns Versuchen in der Mehrzahl der Fälle.

Bei den peripheren, gemischten Nervenstämmen treten motorische und sensible Fasern zusammen; für erstere liegt das trophische Centrum im Vorderhorn des Rückenmarkes, also proximalwärts; für letztere liegt es z. T. im Spinalganglion, z. T. auch im Rückenmark [1]), also in beiden Fällen ebenfalls proximalwärts. Danach müssten gemischte Nerven und auch rein sensible aufsteigenden Strom geben, ebenso wie es die Muskeläste thun. Wenn wir also bei dem N. ischiadicus im Gegenteil ausnahmslos absteigenden Strom beobachten, so scheint es, als ob diese Thatsache der „trophischen Regel" unrecht giebt. Doch vielleicht lässt sich der absteigende Strom mit dieser Regel nur deshalb nicht in Einklang bringen, weil unsere Voraussetzungen über die Lage der trophischen Centren falsch sind? Auch von den sogenannten „sensorischen" Nerven, d. h. den Nerven des Gesichts, Gehörs, Geruchs und Geschmacks, glaubte man früher, dass sie ihr trophisches Centrum centralwärts hätten; und dann wurde nach und nach, wenigstens für die drei

1) vgl. Joseph, „Zur Physiologie der Spinalganglien" in du Bois-Reymonds Archiv für Physiologie 1887, S. 296 ff. insbes. S. 306 u. 307.

ersten, nachgewiesen, dass die Fasern dieser Nerven vielmehr zu Neuronen gehören, deren Zellen in der Peripherie liegen, in den Organen, in denen die Erregung der Faser entsteht. Angesichts dessen wäre es eigentlich schon von vornherein wunderbar, wenn der fünfte Sinn, der Hautsinn, von dieser Anordnung eine Ausnahme machen sollte, um so mehr, als wir physiologisch und vergleichend-anatomisch doch eine nahe Verwandschaft zwischen den höheren Sinnen und dem Hautsinn annehmen. Denn für die Lichtempfindung müssen wir in der Empfindung der Haut für Wärmestrahlen, für die Schallempfindung in der Empfindung der Haut für mechanische Einwirkungen das Urbild sehen, mögen auch jene beiden höheren Sinne durch ungeheure örtliche Verfeinerung diese ihre Abstammung kaum noch erkennen lassen. Der erste, der die Behauptung aufstellte, dass für diejenigen Nervenfasern, die den Hautsinn in seinen verschiedenen Formen vermitteln, ebenfalls die Neuronzellen in der Peripherie, also in der Haut, liegen, war F. Krause[1]). Er bezeichnete die Wagner-Meissnerschen Tastkörperchen als solche trophische Centren, jene Endorgane, die für das Zustandekommen einer spezifischen Sinnesempfindung der Haut ebenso nötig sind wie Auge und Ohr zum Sehen und Hören. Er kam zu dieser Behauptung zunächst auf Grund einer zufälligen Beobachtung an einem amputierten Nerven. Als er an einem schon früher einmal amputierten Beine von neuem amputieren musste, und nun das dabei entfernte Stück des N. ischiadicus untersuchte, fand er darin einen sehr grossen Teil der Fasern degeneriert, obwohl dafür nach den bisherigen Kenntnissen gar keine Veranlassung vorlag. Er stellte darauf entsprechende Durchschneidungsversuche an Kaninchen an und fand hier stets denselben Befund. Danach würden also wahrscheinlich in einem gemischten Nerven alle Fasern, die dem Hautsinn dienen, ihr Centrum

1) vgl. F. Krause, Über aufsteigende und absteigende Nervendegeneration, du Bois-Reymonds Archiv f. Physiol. 1887. S. 370 ff. insbes. S. 375.

distalwärts haben, während es proximalwärts bei den motorischen und den schmerzempfindenden, den „sensitiven" Fasern läge. Nun erscheint es doch keineswegs ausgeschlossen, dass die Fasern des Hautsinnes im Ischiadicus an Zahl die Mehrheit hätten. In diesem Falle wäre aber der absteigende Strom in demselben auch nach der trophischen Regel erklärlich. Leider hat Krause die im centralen Stumpf degenerierten Fasern nicht gezählt, sondern sich begnügt zu schätzen, dass es ungefähr die Hälfte seien. Wenn unsere Regel vom cellulipetalen Strom stimmen sollte, so mussten es etwas mehr als die Hälfte sein. Es bestände also zur Bestätigung dieser Regel die Aufgabe, aus dem N. ischiadicus des Frosches ein genügendes Stück zu resecieren und nach Verlauf der nötigen Zeit die Zahl der im centralen Stumpfe degenerierten und nicht degenerierten Fasern festzustellen. Zur Probe wären beide Faserarten auch im peripheren Stumpf zu zählen; die Anzahl der degenerierten Fasern des einen Stumpfes müsste gleich sein der der erhaltenen im anderen.

Somit wäre es sehr wohl möglich, wenn auch noch unentschieden, dass die trophische Regel den Thatsachen vollständig entspricht. Dies wäre nun noch kein Vorzug vor der Mendelssohnschen Regel, da diese zu den bisher beobachteten Thatsachen ebenso gut passt. Die funktionelle Erregung der Faser kommt eben fast in allen Fällen aus derselben Richtung wie der trophische Einfluss. Der Vorzug der trophischen Regel liegt vielmehr, falls sie stimmt, in der Befriedigung des Causalitätsbedürfnisses. Eine experimentelle Entscheidung zwischen beiden Regeln könnte nur an schmerzempfindenden Nerven erfolgen. Hier würde die Richtung des Axialstromes nach beiden Regeln verschieden sein: Der cellulipetale Strom würde aufsteigend, der der physiologischen Wirksamkeit entgegengesetzte absteigend sein. Doch giebt es wohl solche schmerzempfindenden Fasern, aber nicht ganze Nerven, die aus solchen zusammengesetzt sind. Am ehesten erscheint noch der

Trigeminus zu einer solchen entscheidenden Untersuchung geeignet; wenn in irgend einem Nerven, so müssen in ihm reichlich schmerzempfindende Fasern vorhanden sein, da ja in seinem Verbreitungsbezirk die heftigsten und zugleich häufigsten Schmerzen auftreten, die überhaupt vorkommen. Gleichzeitig sind die beiden ersten Äste des Trigeminus frei von motorischen Fasern, so dass ein etwaiger aufsteigender Strom nicht von solchen herrühren könnte. Endlich haben wir am Trigeminus die Möglichkeit, ihn auch central von seinem Ganglion zu untersuchen. Dort ist nach beiden Regeln absteigender Strom zu erwarten. Findet sich dieser, gleichzeitig aber peripher vom Ganglion ein aufsteigender Strom, so ist der Einfluss des Ganglions, als trophischen Centrums der „sensitiven" Fasern, auf die Richtung des Axialstromes deutlich und die funktionelle Regel widerlegt. Ergiebt sich dagegen absteigender Strom auch peripher vom Ganglion, so bleiben natürlich beide Regeln im Recht, ebenso wie am N. ischiadicus.

Als Versuchstier bietet sich das Kaninchen, bei dem der Stamm des N. trigeminus nach Abgang des dritten Astes, sowie der zweite Ast des Trigeminus (R. maxillaris sup.) durch ihre Dicke zur Untersuchung geeignet und auch zweifellos so gut wie ausschliesslich centripetalleitend sind. Beim Kaninchen bildet der N. trigeminus von der Abgangsstelle des dritten Astes (R. maxillaris inf.) dicht hinter dem Ganglion Gasseri bis zur Stelle der Teilung in R. ophthalmicus und R. maxillaris sup. einen dicken, etwa 1 cm langen Nervenstamm, der von dura eingeschlossen und z. T. von Knochen bedeckt, an der Schädelbasis liegt[1]).

Ich stelle nunmehr die Ergebnisse meiner Untersuchungen an diesen Nerven von 10 Kaninchen zusammen. Ausser den oben genannten Teilen des Trigeminus untersuchte ich meist noch den Opticus und Oculomotorius, sowie gelegentlich den Ischiadicus.

1) vgl. W. Krause, Anatomie des Kaninchens, S. 310. Fig. 132.

Tabelle 11.

| Untersuchter Nerv. | Kaninchen | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | zusammen | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | | 2 | | 3 | | 4 | | 5 | | 6 | | 7 | | 8 | | 9 | | 10 | | ab | auf |
| | r. | l. | r. | l. | r. | l. | r | l | r. | l | r. | l. | r. | l | r | l. | r. | l. | r | l. | | |
| Trig. I + II central v. Ggl | | | auf | | | | ab | ab | ab | ab | ab | 0 | ab | ab | ab | | ab | 0 | | | 9 | 1 |
| Trig. I + II peripher v. Ggl | auf | | | | | | auf | auf | auf | auf | ab | 0 | auf | 0 | 0 | 0 | ab | ab | auf | auf | 3 | 8 |
| Trig. II | ab | auf | | | ab | ab | auf | auf | ab | | ab | auf | ab | 0 | auf | ab | ab | auf | auf | auf | 8 | 8 |
| Opticus. | | | ab | ab | auf | auf | auf | auf | auf | ab | ab | 0 | ab | ab | auf | ab | ab | | | | 8 | 6 |
| Oculomotorius | auf | | auf | | ab | | auf | auf | ab | | auf | | | | ab | | | | | | 3 | 5 |
| Ischiadicus | | | | | | | ab | ab | | | | | ab | ab | | | | | | | 4 | — |

Anm. ab = absteigender Strom, auf = aufsteigender Strom.

---

Wie man sieht, waren die Ergebnisse sehr schwankend. Immerhin zeigt sich im Trigeminus peripher vom Ganglion ein deutliches Überwiegen der Fälle von aufsteigendem Strom zu Gunsten der trophischen Regel und zu ungunsten der Mendelssohnschen. Im 2. Ast ist aufsteigender Strom nur in der Hälfte der Fälle vorhanden. Ob dieser Unterschied darauf beruht, dass der zweite Ast nicht mehr die sekretorischen Fasern für die Thränendrüse enthält, die aus dem Stamm in den ersten Ast übergehen, bleibe dahingestellt.

Der Trigeminusstamm central vom Ganglion, von dem die motorische Wurzel stets abgelöst wurde, zeigt bis auf eine Ausnahme stets absteigenden Strom, auch in denjenigen Fällen stets, wo in obigen beiden Nervenstücken aufsteigender Strom beobachtet wurde. Dies ist immerhin sehr bemerkenswert und spricht zu gunsten der trophischen Regel. Denn da die Nervenfasern des Trigeminusstammes vor und hinter dem Ganglion offenbar an Zahl und Funktionsrichtung gleich sind, so kann eine Verschiedenheit der Stromesrichtung vor und hinter dem Ganglion seine Ursache nur in diesem haben,

darin dass dasselbe für den central von ihm gelegenen Abschnittabwärts, für den peripher von ihm gelegenen aufwärts liegt.

Doch das schwankende Ergebnis am Opticus und Oculomotorius, also an fast völlig ungemischten Nerven lässt den Verdacht aufkommen, dass Versuchsfehler vorliegen.

Solche Versuchsfehler könnten darin bestehen, dass ein oder der andere Nerv gequetscht zur Untersuchung gekommen ist. Dies erscheint beinah wahrscheinlich, wenn man die Art und Weise bedenkt, in der die Nerven zur Untersuchung gewonnen werden mussten.

Der Stamm des N. trigeminus musste nach Wegbrechung einer Knochendecke aus der dura herausgeschält werden, der R. maxillaris sup. musste aus seiner Einkeilung am vorderen Ende hervorgezogen, der N. opticus aus seiner Scheide und dem Augenhöhlenfett herausgeschnitten, der Oculomotorius ebenfalls gefasst und scharf präpariert werden. Dazu kommt, dass alles schnell gemacht werden muss, um die Nerven möglichst frisch zur Untersuchung zu erhalten.

Wenn also unter diesen Umständen trotz der grössten Sorgfalt eine Zerrung oder Quetschung der Nerven schon von vornherein beinahe unvermeidlich schien, so musste das Schwanken des Versuchsergebnisses einen solchen störenden Einfluss noch wahrscheinlicher machen.

Denn eine Quetschung des Nerven konnte sehr wohl, wenn sie nur eine Seite betraf, nach obigen Versuchen mit einseitiger Querschnittsanfrischung, die Richtung des ursprünglichen Axialstromes in die entgegengesetzte verkehren. Dies war um so eher möglich, als, wie schon oben bemerkt wurde, die elektromotorische Kraft des Axialstromes an den Gehirnnerven meist sehr gering war; sie war oft geringer als die des nicht compensierbaren Elektrodenstromes, so dass oft nur durch Umlegen des Nerven und nochmalige Beobachtung des Ausschlages die Feststellung der Richtung möglich war.

Infolge dieser Erwägungen habe ich die Versuche an Hirnnerven vorläufig abgeschlossen. Andere geeignete d. h.

rein centripetalleitende Nerven peripher vom Ganglion bieten sich zunächst nicht. Deshalb bleibt es übrig zu versuchen, ob sich die oben über die Beziehung der Richtung des Axialstromes zum Neuron aufgestellte Hypothese auf einem anderen Wege bestätigen lässt.

---

Zum Schlusse meiner Arbeit spreche ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Bernstein meinen wärmsten Dank aus für die vielen Anregungen und Ratschläge, durch die er meine Arbeit jederzeit in liebenswürdigster Weise zu fördern suchte. Insbesondere hinsichtlich der Frage, ob und wie die Verschiedenheit der Richtung des Axialstromes sich mit unseren Kenntnissen vom Neuron in Verbindung bringen lässt, verdanke ich ihm die vielfachsten Anregungen.

---

# Lebenslauf.

Ich, Ludwig Wilhelm Otto Hellwig, wurde am 22. Juni 1872 zu Berlin geboren als Sohn des damaligen Baumeisters Moritz Hellwig daselbst, jetzigen Regierungs- und Geh. Baurates zu Hildesheim. Von Oktober 1878 ab besuchte ich das Askanische Gymnasium meiner Vaterstadt, von Neujahr 1886 ab darauf das Königl. Wilhelms-Gymnasium zu Königsberg i. Pr. Am 22. März 1890 verliess ich dies mit dem Zeugnis der Reife und studierte dann in Königsberg und Leipzig Rechtswissenschaft. Von April 1891 ab studierte ich sodann in Halle Medizin, bestand dort am 6. März 1893 die ärztliche Vorprüfung, diente vom 1. April bis 1. Oktober 1893 mit der Waffe im 1. Bat. Magdeb. Füs.-Regts. No. 36 und bestand endlich ebenfalls zu Halle im Wintersem. 1895/96 die ärztliche Staatsprüfung.

Vom 1. Juni 1895 bis 1. Januar 1896 war ich mit den Obliegenheiten eines Vorlesungsassistenten im physiologischen Institut zu Halle betraut; für das mir durch Übertragung dieses Amts gezeigte Vertrauen spreche ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Bernstein, auch an dieser Stelle meinen tiefgefühlten Dank aus.

Am 13. März 1896 bestand ich die Fakultätsprüfung.

Während meines medizinischen Studiums hörte ich in Halle Vorlesungen und Kurse bei den Herren Professoren und Dozenten:

Ackermann, Baumert, Bernstein, v. Bramann, Dorn, Eberth, Eisler, Fehling, Grenacher, Haasler, Harnack, v. Hippel, Hitzig, Kaltenbach†, Krause, v. Mering, Oberst, Pott, Schwartze, Weber, Welcker, Wiener.

Ich bin ihnen allen zu grossem Danke verpflichtet.

# Thesen.

I.

Der tierische Organismus kann die zu seinem Aufbau und seiner steten Erneuerung nötigen Salze nur in der Form ihrer organischen Verbindungen mit dem Eiweiss gebrauchen, die, ebenso wie das Eiweiss selbst, allein die Pflanze herzustellen imstande ist.

II.

Bei crupöser Pneumonie ist die Coccenansiedelung nicht die Ursache, sondern die Folge des Exsudates.

III.

Bei der Diphtherie ist auch bei Serumanwendung die übliche Wasserbehandlung der acuten Infectionskrankheiten nicht zu unterlassen.